

LE FONCTIONNEMENT DU CARPOSPOROPHYTE DE *GRACILARIA VERRUCOSA* ET SES RÉPERCUSSIONS SUR LA STRATÉGIE DE REPRODUCTION*

Cl. A. L'EFEBVRE, C. DESTOMBE et J. GODIN**

RÉSUMÉ — L'analyse des modalités de libération des spores diploïdes donne de précieuses indications sur la stratégie de reproduction du *Gracilaria verrucosa*. L'émission des spores qui a lieu au moins pendant un mois, se déroule selon différents rythmes dépendants de l'âge du gonimoblaste et contrôlés par le gamétophyte femelle lui-même. L'activité du carposporophyte requiert un ensemble de situations écophysiologicals qui soient favorables, notamment, à l'implantation des nouveaux thalles. Le carposporophyte est un moyen très efficace de propagation lorsque le milieu est perturbé, mais on peut difficilement le considérer comme une génération à part entière.

ABSTRACT — The analysis of liberation modalities of diploïds spores reveals precious indications about reproduction strategy of *Gracilaria verrucosa*. The carposporophyte functioning lasts a whole month at least, accordingly to several rhythms depending on gonimoblaste age and controlled by the female gametophyte itself. The carposporophyte activity requires some ecophysiological conditions adequate to the implantation of other thalli. The carposporophyte is a good mean to propagate in disturbed environment but cannot be considered as a real generation.

MOTS CLÉS : carposporophyte, spore, rythme, reproduction, *Gracilaria verrucosa*.

INTRODUCTION

Les Rhodophycées possèdent la particularité de présenter au cours de leur cycle biologique, une étape de multiplication du zygote (L'HARDY-HALOS comm. pers., 1986) qui donne, par l'intermédiaire du carposporophyte, un grand nombre de spores diploïdes. Le carposporophyte a souvent été considéré comme une génération distincte (FELDMANN, 1952; MAGNE, 1972; UMEZAKI, 1977) mais elle est rarement isolée du gamétophyte (ABDEL-RAHMAN et MAGNE,

* Communication présentée au Colloque de la Société Phycologique de France à Caen (25-27 avril 1986), en hommage à Madame le Professeur P. GAYRAL.

** Université des Sciences et Techniques de Lille Flandres-Artois, Laboratoire d'Algologie et de Biologie végétale marine, U.F.R. de Biologie, SN2, 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex.

1983). Les modalités de son fonctionnement sont encore mal connues, ainsi que les mécanismes du contrôle exercé par le gamétophyte femelle.

Les Gracilaires portent des carposporophytes tout au long de l'année et différents rythmes de libération ont été mis en évidence à partir de thalles entiers. Certains rythmes sont saisonniers et se manifestent au niveau des populations (JONES, 1959; BUSBY et GOLDSTEIN, 1977), d'autres, circadiens, sont propres aux individus (SAWADA, 1958; RAO, 1976; RAO et SUBBARANGAIAH, 1981; NGAN et PRICE, 1983). Seul SAWADA (1958) s'est intéressé au comportement de carposporophytes isolés. Dans tous les cas, la rythmicité de l'émission est déterminée sur des temps très courts ou très longs, mais aucun rapprochement entre les résultats n'a été tenté. Le but de cette étude est de mieux cerner l'activité rythmique du carposporophyte de *Gracilaria verrucosa* et ses répercussions au sein des populations.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. - Matériel

Les carposporophytes de *Gracilaria verrucosa* se présentent sous la forme de petites excroissances en forme de verrues ou cystocarpes, réparties tout au long des frondes femelles. Une enveloppe corticale haploïde, ou péricarpe, protège le gonimoblaste, ensemble diploïde né des divisions successives du zygote. A la périphérie du gonimoblaste, des cellules-mères donnent naissance à des files de carposporocystes. A maturité, chaque carposporocyste libère une carpospore qui séjourne un moment dans la cavité cystocarpique avant d'être expulsée via le carpostome situé au sommet du cystocarpe.

Les gamétophytes nécessaires à nos recherches ont été récoltés au Cap Gris-Nez (Dépôt du Pas-de-Calais), dans une population constamment immergée et faisant l'objet d'une étude démographique depuis 3 ans.

B. - Protocoles expérimentaux

1 - Conditions de culture

Les échantillons sont mis en culture dans un milieu commun à toutes les expériences et composé d'eau de mer naturelle filtrée à $0,2 \mu\text{m}$ à laquelle on ajoute une solution d'oxyde de germanium (3 mg.l^{-1}) pour éviter la prolifération des Diatomées (BIRD et al., 1977). Les expériences sont menées à 19°C , soit en lumière naturelle, à la photopériode du mois de mars proche de 12:12 (expérience A : fronde témoin T, expérience B), soit en lumière artificielle (tubes Gros-Lux, Sylvania) avec une photopériode 12:12 (tous les autres cas). La libération des carpospores s'opère naturellement sans forçage.

2 - Modalités de l'expérience A (fig. 1)

Un thalle femelle fécondé est choisi en fonction de deux critères; l'un est relatif à la longueur des frondes (environ 20 cm), l'autre au nombre de cysto-

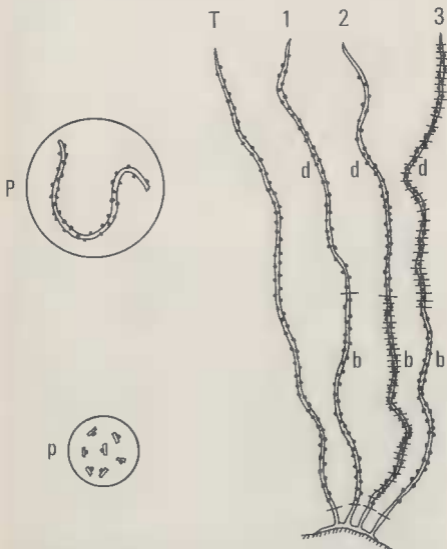


Figure 1 — Mode opératoire pour l'étude du fonctionnement de l'ensemble des carposporophytes d'un même thalle. — T : fronde témoin, 1b et d : portion basale et distale; 2b : portion basale fractionnée; 3b : portion basale intacte; 2d : portion distale intacte; 3d : portion distale fractionnée; P : boîte de 90 mm de diamètre contenant le témoin ou les portions; p : boîte de 55 mm de diamètre contenant les carposporophytes isolés.

carpes (70 à 80 sur l'axe principal). Sur chaque fronde (T, 1, 2 et 3), les axes secondaires sont éliminés. La fronde T est gardée entière, les autres sont section-

nées en deux parties de même taille et ayant un même nombre de cystocarpes : un tronçon basal (1b, 2b, 3b) et un tronçon distal (1d, 2d, 3d). L'un des tronçons est conservé entier (le tronçon basal des frondes 1 et 3, le tronçon distal des frondes 1 et 2), l'autre est fractionné de façon à isoler un à un les carposporophytes qu'il porte (le tronçon basal de la fronde 2, le tronçon distal de la fronde 3). Les tronçons à cystocarpes isolés sont regroupés par 7 dans des boîtes de Pétri de diamètre 55 mm (p), les autres sont répartis un à un dans des boîtes de Pétri 90 mm (P). Le transfert des échantillons est effectué chaque jour, tandis que sont comptées les carpospores libérées en 24 h par les carposporophytes qui viennent d'être déplacés. Une méthode préconisée par CASSIE (1954) permet de traiter graphiquement les données répondant à une loi statistique normale : les fréquences relatives cumulées des carpospores libérées sont mises en abscisse et le temps de libération (par tranches de 6 jours) est placé en ordonnée sur du papier Probit. La mise en évidence de points d'inflexion permet de délimiter des « cohortes » dont on trace les droites représentatives; chaque droite correspond à une composante de l'ensemble.

3 - Protocole de l'expérience B

L'état de maturité sexuelle de deux gamétophytes, l'un mâle et l'autre femelle, est contrôlé, sur le premier par la recherche au microscope Wild-Leitz (M20) de cryptes à spermatocystes (les coupes sériées étant réalisées au microtome à congélation Pelcool MSE), sur le second par la présence de carposporophytes jeunes, les rameaux carpogoniaux étant difficiles à observer (OLIVEIRA, 1968).

Les thalles sont nettoyés aux ultrasons (cuve à ultrasons P Selecta) et rincés soigneusement. Des tronçons de frondes de 1 cm sont ensuite prélevés au niveau des cryptes jeunes du thalle mâle, et au niveau des rameaux carpogoniaux que l'on peut situer au-dessus de la zone à jeunes cystocarpes, sur le thalle femelle. Les tronçons obtenus sont cultivés en fioles de Fourneau fixées à une table d'agitation rotative (250 RPM, New Brunswick). Dans la série expérimentale, chaque fiole contient 2 tronçons mâles et 2 tronçons femelles et dans la série témoin, seulement 2 tronçons femelles.

Après deux mois, les cystocarpes apparus sont séparés par fractionnement du thalle support et placés séparément en boîtes de Pétri. Les comptages sont effectués de la même façon que dans l'expérience A.

4 - Modalités de l'expérience C

L'étude de la libération des carpospores, pendant une semaine et par tranches de 3 heures, est menée grâce à un dispositif inspiré de CHARTERS et al. (1972) et mis au point au Laboratoire (fig. 2). Un carposporophyte en cours de fonctionnement est maintenu immergé en un point fixe grâce à une tige de verre. La boîte de Pétri contenant le milieu de culture est partagée en secteurs horaires et rendue solidaire d'un tambour rotatif ayant une révolution par semaine. L'ensemble est placé sous une cloche de verre afin de limiter l'évaporation. Après une semaine, on compte le nombre d'individus vivants et fixés, par tran-

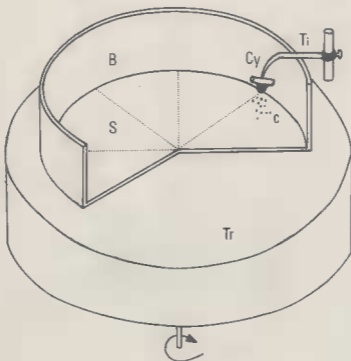


Figure 2 — Dispositif pour l'étude de la libération hebdomadaire des spores issues d'un seul carposporophyte. — B : boîte de Pétri; C : carpospore; Cy : carposporophyte; S : secteur horaire; Ti : tige de verre; Tr : tambour rotatif.

ches de 3 heures. La quantité de carpospores initialement libérées est calculée après correction en fonction du taux de viabilité (LEFEBVRE, 1986).

RÉSULTATS

A. - Expérience A : mise en évidence de phase de fonctionnement du carposporophyte

La figure 3 représente les histogrammes de fréquence relative des carpospores libérées au cours du temps, par l'ensemble des carposporophytes des frondes entières et/ou fractionnés : T. 1, 2 et 3. Le regroupement des fréquences par tranches de 6 jours permet de remarquer que :

- à aucun moment le témoin T ne fait apparaître de courbe répondant à une loi statistique quelconque;

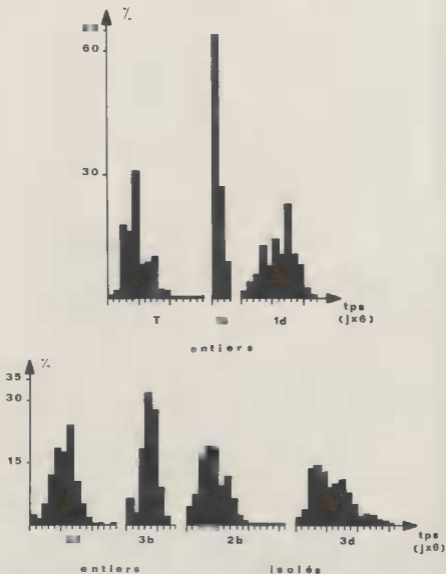


Figure 3 — Histogrammes des fréquences relatives du nombre de carpospores libérées en fonction du temps par périodes de 6 jours.

dans tous les cas, on peut mettre en évidence une loi normale correspondant à l'émission des carpospores pendant 30 à 78 jours. Cette période s'insère

généralement entre deux autres, de durée variable et au cours desquelles la libération s'effectue de façon anarchique;

- la portion 1b (portion basale de la fronde 1) répond statistiquement, au seuil de 5 %, à une loi de Poisson, limite de la loi normale, de paramètre $m = 0,4$ et le temps de libération s'étend sur 18 jours;

Excepté les lots témoin et 1b, trois grandes étapes successives de fonctionnement des carposporophytes d'un même thalle peuvent être déterminées :

- 1 - une phase de démarrage (0 à 6 jours);
- 2 - une phase de libération optimale, phase dite de fonctionnement des cystocarpes, (30 à 78 jours) suivant une loi de Gauss;
- 3 - une phase de dégénérescence (0 à 33 jours).

Les effectifs libérés au cours des phases de démarrage et de dégénérescence étant généralement inférieurs à 5 %, ils ne seront pas pris en considération. La méthode de CASSIE (1954) s'applique à la période de fonctionnement optimal

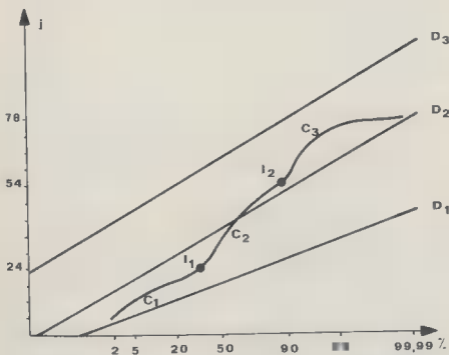


Figure 4 - Méthode de CASSIE (1954) appliquée à l'étude de l'émission des spores durant la phase de fonctionnement optimal des carposporophytes. - Ordonnée : temps en jours; Abscisse : fréquences relatives cumulées du nombre de spores libérées; I_1, I_2 : points d'inflexion définissant les cohortes C_1, C_2, C_3 ; D_1, D_2, D_3 : droites représentatives des cohortes.

et 1 à 3 « cohortes » peuvent être mises en évidence selon les cas. Dans la portion 3d, par exemple, on observe 3 « cohortes » (fig. 4) qui correspondent à 3 périodes successives d'émission des carpospores; chacune de ces périodes s'étalant sur 24 à 30 jours.

	Témoin entier	1b portion	1d portion	2b isolé	2d portion	3b portion	3d isolé
Production de carpospores par cystocarpe	# 5996	# 92	# 1903	# 10 086	# 8344	# 3002	# 10 168
Temps de démarrage (1)	?	-	6 j	-	6 j	6 j	-
Temps de fonctionnement (2)	?	-	60 j	60 j	48 j	30 j	78 j
Temps de dégénérescence (3)	?	18j	3 j	33 j	27 j	9 j	18 j
% effectif (1)	-	-	1,55	-	2,50	6,72	-
% effectif (2)	-	-	96,37	98,42	93,28	91,36	97,76
% effectif (3)	-	100	2,08	1,58	2,22	1,92	2,24
Nombre de "cohortes"	?	1	3	2	2	1	3

Tableau 1 — Tableau récapitulatif des résultats obtenus avec les carposporophytes d'un même thalle. Les carposporophytes sont portés soit par une fronde entière (témoin), soit par des portions de frondes (1b, 1d, 2d, 3b), ou bien ils sont isolés (2b, 3d).

Le tableau 1 récapitule les résultats et montre que, lorsque le thalle est tronqué, la phase de démarrage est éliminée au profit de la phase de libération optimale. Cela traduit une synchronisation du fonctionnement des cystocarpes dès lors qu'ils sont séparés de l'ensemble du thalle porteur (2b et 3d). Sur la portion 1b, le mode de libération répond à une loi de Poisson, limite de la loi normale dans sa partie régressive, qui exprime ici que les carposporophytes sont en phase de dégénérescence.

B. - Expérience B : fonctionnement des carposporophytes après fécondation contrôlée (fig. 5)

Au bout de 15 jours, les premières ébauches de cystocarpes apparaissent dans les fioles contenant les fragments mâles et femelles. Aucun cystocarpe n'est apparu dans la série témoin. La figure 5 montre la moyenne du nombre de carpospores émises par 6 cystocarpes issus d'un même croisement après 2 mois de culture. On observe :

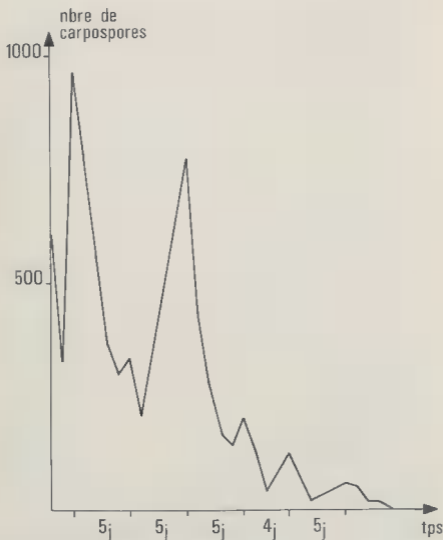


Figure 5 — Courbe représentative de l'émission moyenne, en fonction du temps, des spores de cystocarpes issus de fécondations contrôlées. Ordonnée : nombre de carpospores libérées; Abscisse : temps en jours.

- une libération immédiate de carpospores due à la synchronisation du fonctionnement de tous les cystocarpes (exp. A);
- un temps de fonctionnement de 21 à 29 jours, statistiquement comparable pour tous les cystocarpes;

— des pics traduisant une distribution polymodale de l'effectif libéré; celle-ci est le reflet d'une succession de distributions normales qui s'étendent chacune sur 4 à 5 jours;

— l'émission d'une grande quantité de carpospores au cours de l'activité d'un même cystocarpe ($\cong 6500$).

C. - Expérience C : analyse de l'activité hebdomadaire d'un même carposporophyte

La figure 6 indique que l'émission des carpospores se produit indépendam-

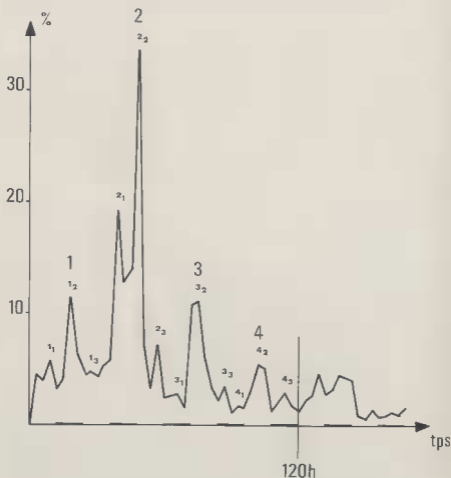


Figure 6 — Courbe représentative de l'émission hebdomadaire des spores d'un cystocarpe en fonction du temps. — Ordonnée : fréquence relative; Abscisse : temps en heures; — : obscurité; - - - : lumière; Photopériode 12:12.

ment des phases claires ou obscures, ce qui confirme les résultats obtenus par ailleurs (LEFEBVRE, 1986). Elle répond à une loi statistique de type normal, au moins dans les limites d'une période de 120 h. La courbe obtenue correspond à la somme de deux distributions polymodales. La première a une période de $27\text{h } 45 \pm 1\text{h } 20$ et se traduit par les pics : 1, 2, 3, 4; la seconde a une période $10\text{h } 20 \pm 1\text{h } 24$ et se traduit par les pics : $1_{1,2,3}$ pour 1, $2_{1,2,3}$ pour 2, etc.

DISCUSSION - CONCLUSION

Les résultats montrent que, d'une part l'émission des carpospores de *Gracilaria verrucosus* ne s'effectue pas de façon identique, selon que l'on étudie les réponses données par les carposporophytes laissés en place sur le thalle ou isolés.

Sur une même fronde, des cystocarpes à des stades différents (LEFEBVRE, 1986) libèrent la plupart de leurs carpospores durant une phase d'activité optimale (exp. A). Au cours de cette phase, le maximum de carposporophytes fonctionne en même temps, mais les carpospores ne sont pas émises de manière homogène. Des ensembles successifs de spores sont libérés selon des distributions normales s'étalant chacune sur 18 à 30 jours. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce fonctionnement cyclique des cystocarpes isolés :

- 1 - il existerait un contrôle du gamétophyte sur la libération des carpospores qui masquerait le fonctionnement cyclique du cystocarpe;
- 2 - les « cohortes » correspondraient à la somme des phases d'activité optimale d'ensembles de cystocarpes de même âge;
- 3 - il s'agirait d'une activité propre à chaque gonimoblaste, en rapport avec la durée de fonctionnement du gonimoblaste et de la quantité de spores émises.

Les résultats obtenus après fragmentation du thalle gamétophytique porteur (exp. A) permettent de conforter la première hypothèse. En effet, comme SAWADA (1958), nous observons une synchronisation immédiate de la libération des carpospores, qui traduit la levée du contrôle du gamétophyte. Ainsi, plus la fronde est fractionnée mieux est synchronisée la libération et mieux est révélé le fonctionnement cyclique de l'émission des spores. Toute cette étude ayant été réalisée sur plusieurs cystocarpes cultivés simultanément, le résultat observé est global, de sorte que des rythmes individuels peuvent être masqués. La difficulté de mise en évidence de courbes normales représentatives de la production de carpospores sur la fronde entière témoin serait due à la superposition partielle des temps d'activité optimale, en réponse au contrôle exercé par le gamétophyte femelle.

Les fécondations contrôlées (exp. B) qui permettent l'obtention de carposporophytes de même âge et théoriquement de même génotype, amènent à vérifier la seconde hypothèse. Les carpospores sont libérés en une seule distribution normale, sur environ 25 jours. Ceci est comparable aux résultats obtenus dans l'expérience A et nous incite à penser que sur une même fronde porteuse, les carposporophytes de même âge émettent leurs carpospores en même temps. Aussi la succession de distributions normales pourrait indiquer la présence d'en-

sembles de carposporophytes d'âges différents. Ceci signifierait que la fécondation répond, elle aussi, à des rythmes biologiques qui reviennent tous les 25 à 30 jours. Deux hypothèses peuvent être avancées :

— dans le cas où le nombre de spermaties fonctionnelles n'est pas facteur limitant, le rythme observé pourrait correspondre au temps nécessaire à la formation d'une série de carpogones fécondables. On peut admettre que la fécondation d'une même série pourrait être simultanée et que le développement des carposporophytes qui en sont issus, serait quasi-synchrone : 25 à 30 jours s'écoulant entre la fécondation et le début d'émission des carpospores;

— dans le cas où le nombre de spermaties fonctionnelles est facteur limitant, les périodes de fort mouvement de marées auraient pour conséquence de favoriser la rencontre des gamètes mâles (dépourvus d'appareil locomoteur) et des carpogones fécondables. La fécondation aurait lieu de préférence aux périodes de marées de vives eaux au cours desquelles les populations de *Gracilaria verrucosa* du Cap Gris-Nez sont soumises au ressac.

Les résultats des fécondations contrôlées signalent la présence de pics de libération, tous les 4 à 5 jours, tout au long du temps d'activité des cystocarpes. Ceci semble donc traduire, comme le suggérerait la troisième hypothèse, un rythme propre au gonimoblaste. Pour expliquer l'observation d'un tel rythme, on peut émettre l'hypothèse de l'existence de gonimolobes. Ceux-ci seraient issus d'initiales à activité cyclique (tous les 4 à 5 jours) et auraient un temps de développement identique. La présence de groupes de spores d'âges différents n'est cependant pas décelable morphologiquement au niveau des coupes faites dans le cystocarpe; cet aspect ne correspond donc pas exactement à la définition de gonimolobe donnée par KYLIN (1956).

Le suivi hebdomadaire de la libération des carpospores (exp. C) montre qu'elle s'effectue de façon statistiquement normale à l'intérieur de 120 h, soit 5 jours.

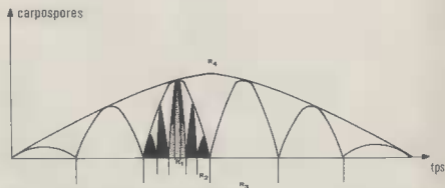


Figure 7 — Schéma théorique représentant les rythmes de libération des carpospores de *Gracilaria verrucosa*. — Ordonnée : estimation du nombre de carpospores; Abscisse : temps de libération; R_1 : $\pm 9-12$ h; R_2 : $\pm 26-29$ h; R_3 : ± 120 h = 5 j; R_4 : ± 1 mois.

Mais des sous-rythmes apparaissent : l'un compris entre 26 et 29 h, l'autre entre 9 et 12 h. La rythmicité peut être schématisée de façon théorique (fig. 7). L'ensemble des résultats corroborent l'hypothèse de fonctionnement rythmique du cystocarpe énoncée par NGAN et PRICE (1983), qui ont suggéré que l'émission des carpospores de *Gracilaria verrucosa* est liée au rythme des marées; ils précisent les cycles de 24 h obtenus par SAWADA (1958) chez la même espèce et ceux de RAO et SUBBARANGAIAH (1981) chez *G. corticata*.

Le gamétophyte et le carposporophyte interviennent conjointement dans le mode de libération des spores. Le fonctionnement de l'ensemble gamétophyte-carposporophyte est complexe et suit des rythmes décalés par rapport à celui des marées. La conséquence en est que l'émission maximale des carpospores ne s'effectue pas toujours dans les mêmes conditions écophysiologicalues. L'étalement dans le temps de l'activité du carposporophyte est tel que les spores sont susceptibles de rencontrer des conditions propices à leur sédimentation et à leur fixation (LEFEBVRE, 1986). En milieu instable, le mode de fonctionnement des carposporophytes augmente les chances d'installation de nouveaux thalles.

Dans la nature, la fragmentation des thalles femelles fécondés est fréquente. La libération immédiate et brutale des carpospores assure alors la multiplication des individus dans un périmètre relativement restreint autour de la population d'origine.

Le carposporophyte apparaît comme un dispositif permettant la reproduction dans des milieux perturbés: il assure la multiplication du zygote sous la forme de carpospores, la protection de celles-ci par le cystocarpe, l'installation optimale des individus par son fonctionnement rythmé et de longue durée; il correspondrait, selon SEARLES (1980), à un moyen de compenser une fécondation difficile. Le gonimoblaste peut être considéré, d'après VAN DEN HOEK et al. (1972), comme le tissu sporogène du gamétophyte femelle. Dans ce cas, le carposporophyte répond encore à la définition de «génération» de FELDMANN (1972) pour qui une génération est «une étape du développement d'un organisme débutant par une cellule reproductrice (spore ou zygote) et aboutissant après une activité végétative marquée à la production d'autres cellules reproductrices, différentes ou non de celle ayant produit la génération envisagée». Toutefois, en aucun cas, le carposporophyte ne peut être considéré comme un individu à part entière et ceci souligne l'ambiguïté du terme génération qui, selon VAN DEN HOEK et al. (1972), s'emploie indifféremment pour une phase et/ou un individu.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier Mme M.Th. L'HARDY-HALOS pour sa relecture attentive, ses critiques constructives et ses suggestions qui ont contribué à l'amélioration du manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABDEL-RAHMAN M.H. et MAGNE F., 1983 - Existence d'un nouveau type de cycle de développement chez les Rhodophycées. *Compt.-Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 296 : 641-644.
- BIRD N., McLACHLAN J. and BRUND D., 1977 - Studies on *Gracilaria*. 5 - *In vitro* life history of *Gracilaria* sp. from the maritime provinces. *Canad. J. Bot.* 55 : 1282-1290.
- BUSBY B.C. and GOLDSTEIN M.E., 1977 - Recruitment of *Gracilaria* sporelings on ceramic substrats. *J. Phycol.* suppl. 10, 13 : 10.
- CASSIE R.M., 1954 - Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Austral. J. Mar. Freshwater Res.* 5 : 513-522.
- CHARTERS A.C., NEUSHUL M. and COON D.A., 1972 - Effect of water motion on algal spore attachment. *Proc. 7th Int. Seaweed symp., Sapporo Univ. Tokyo Press*, pp. 243-247.
- FELDMANN J., 1952 - Le cycle de reproduction des Algues et leurs rapports avec la phylogénie. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 13 : 1-49.
- FELDMANN J., 1972 - Les problèmes actuels de l'alternance de générations chez les Algues. *Soc. Bot. France, Mém.* : 7-38.
- JONES W.E., 1959 - The growth and fruiting of *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 38 : 47-56.
- KYLIN H., 1956 - *Die Gattung der Rhodophyceen*. Malmoe, C.W.K. Gleerups Förlag, p. 215.
- LEFEBVRE Cl., 1986 - *Comportement, en cultures expérimentales, des deux générations diploïdes du Gracilaria verrucosa (Hudson) Papenfuss : le carposporophyte à carpospores et le tétrasporophyte immature*. Thèse Doctorat 3ème Cycle, Université des Sciences et Techniques de Lille Flandres-Artois, 113 p.
- MAGNE F., 1972 - Le cycle des Rhodophycées et son évolution. *Soc. Bot. France, Mém.* : 247-268.
- NGAN Y. and PRICE I.R., 1983 - Periodicity of discharge in tropical Florideophyceae (Rhodophyta). *Brit. Phycol. J.* 18 : 83-95.
- OLIVEIRA J.C., 1968 - *Recherches sur le développement et les organes reproducteurs des Gracilaria de la Manche*. Thèse Doctorat 3ème Cycle, Paris, 49 p.
- RAO M.U., 1976 - Spore liberation in *Gracilaria cortica*. J. Agardh growing of Mandapam. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 21 : 91-98.
- RAO M.U. and SUBBARANGAIAH G., 1981 - Effects of environmental factors on the diurnal periodicity of tetraspores of some Gigartinales (Rhodophyta). *Proc. 10th Int. Seaweed Symp. Berlin - N.Y., W. de Gruyter*, pp. 209-214.
- SAWADA T., 1958 - Studies on the carpospore liberation in *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss. III - Carpospore liberation not accompanied with the drying. *Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ.* 16 : 387-396.
- SEARLES R.B., 1980 - The strategy of the red algal life history. *Amer. Nature* 115 : 113-120.
- UMEZAKI I., 1977 - Life histories in the Florideophyceae and their evolution. *Acta Phytotaxon Geobot. Jap.* 28 (1/3) : 1-18.
- VAN DEN HOEK C., CORTEL-BREEMAN A.H., RIETEMA H. et WANDERS J.B.W., 1972 - L'interprétation des données obtenues, par des cultures unialgales, sur les cycles évolutifs des algues. Quelques exemples tirés des recherches conduites au Laboratoire de Groningue. *Soc. Bot. France, Mém.* : 45-46.